

Analyse séquentielle du fonctionnement de l'apex
de *Sphacelaria cirrosa* (Sphacelariales, Phéophycées)
et caractérisation des potentialités morphogénétiques
des cellules initiales

G. DUCREUX*

RÉSUMÉ. — L'analyse séquentielle du mode de fonctionnement des cellules initiales de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh a permis de mettre en évidence les événements cytologiques déterminants pour la morphogénèse de la cellule apicale et sous-apicale. Pour une population en conditions écologiques données, on peut définir des paramètres permettant d'apprécier quantitativement leur stade ontogénique. La validité de ces informations est confirmée par des modifications expérimentales du comportement morphogénétique après isolement de ces mêmes cellules. Les résultats obtenus mettent en évidence le rôle des influences intercellulaires dans le déterminisme de la restructuration des cellules dont la morphogénèse est modifiée.

SUMMARY. — The sequential analysis of the mode of functioning of the initial cells of the apex of *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh have shown the cytological events determining the morphogenesis of the apical and sub-apical cells. For a set population and under given ecological conditions, certain parameters may be defined to appreciate quantitatively which ontogenetic stage they have reached. The validity of the data is confirmed by experimental modifications occurring in the morphogenetic behaviour of these cells after their isolation. The results show the role of intercellular influences in the determinism of restructuration of the cells undergoing modifications in their morphogenesis.

L'organisation du thalle de *Sphacelaria* et la grande taille des cellules initiales en font un matériel de choix pour des études de morphogénèse cellulaire. De plus, le mode de fonctionnement de l'apex est rigoureusement défini et directement responsable de l'architecture du filament. La croissance est assurée par une cellule apicale dont les divisions déterminent la production, suivant un rythme régulier, de cellules sous-apicales. La segmentation transversale de cette

* Laboratoire d'Étude de l'Exploitation du Polymorphisme Végétal, associé au CNRS, Université Paris-Sud, F-91405 Centre d'Orsay.

cellule sous-apicale conduit à deux cellules filles dont les potentialités morphogénétiques sont, au moins dans le cadre du fonctionnement normal, immédiatement et totalement différentes. La cellule supérieure seule est à l'origine de ramifications au terme de son ontogenèse.

Nous avons entrepris une analyse de la morphogenèse de l'apex qui a l'avantage d'être accessible directement à l'observation et aux manipulations expérimentales. Afin de mieux maîtriser les paramètres expérimentaux et de disposer d'un matériel homogène, nous avons, dans un premier temps, précisé par une étude séquentielle le mode de fonctionnement des cellules initiales.

Si les différentes modalités d'organisation de l'apex des Thallophytes sont connues et ont été interprétées phylogénétiquement (CHADEFAUD, 1952), il y a peu, à notre connaissance, d'essais d'analyse de leur dynamique de fonctionnement. Les systèmes filamenteux, et plus particulièrement les algues, sont un matériel favorable à cette étude; encore faut-il, si on veut s'appuyer sur des informations quantitatives, que les conditions de culture et l'organisation de l'apex permettent une standardisation des modalités de développement. Les travaux que nous avons réalisés chez *Chara vulgaris* L. (DUCREUX, 1975, 1977a) ont montré, grâce à la synchronisation de la levée de latence des bourgeons axillaires, la possibilité de définir des étapes précises de l'organogenèse de l'apex favorisant les investigations expérimentales. Cependant, la difficulté d'accéder, au niveau des bourgeons, à une observation directe des cellules initiales nous a conduit à choisir une algue présentant une organisation plus favorable : *Sphacelaria cirrosa*. Le mode de croissance, l'organisation et la ramification de ces Phéophycées ont attiré depuis longtemps l'attention. Les importants travaux de SAUVAGEAU (1900 à 1904) font référence; récemment, une révision taxonomique très complète (PRUD'HOMME VAN REINE, 1982) a permis d'apporter des précisions nouvelles. Les résultats que nous avons obtenus avec l'analyse expérimentale du comportement morphogénétique des cellules initiales de l'apex (DUCREUX, 1977 b, 1983 a et b) nous ont conduit à définir plus précisément les paramètres caractérisant le fonctionnement de ces cellules.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

Les échantillons de *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh, ont été récoltés à proximité de la Station Biologique de Roscoff (Nord-Finistère, France) en période hivernale. Après un premier tri pour éliminer les populations hébergeant trop de Diatomées épiphytes, et un nettoyage au pinceau, les plantes sont alimentées en eau de mer courante (12°C) au laboratoire pendant plusieurs jours.

Les échantillons étudiés sont choisis au sein d'une même touffe épiphyte et placés individuellement en boîte de Pétri plastique (5 cm de diamètre) contenant de l'eau de mer filtrée, renouvelée régulièrement (toutes les 30 h).

Les traumatismes (suppression de certaines cellules de l'apex) sont effectués, sous la loupe binoculaire, à l'aide d'aiguilles de tungstène (200 µm de diamètre) dont l'extrémité est affinée, par électrolyse, dans une solution saturée de nitrite



Fig. 1. — Représentation schématique de la croissance d'apex témoins. Le rythme de division de la cellule apicale est régulier. Les ramifications apparaissent à une distance constante de l'apex (N_n = nœuds numérotés successivement au fur et à mesure de leur apparition). Temps exprimé en heures à partir de la mise en culture (t_0). Période obscure indiquée en noir.

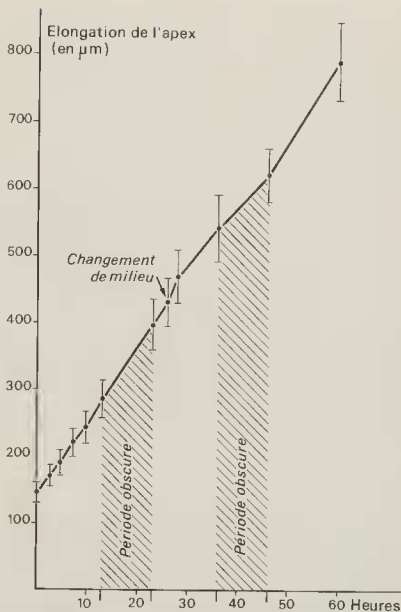


Fig. 2. — Élongation de l'apex en fonction du temps (moyenne sur 50 plantes). L'analyse statistique (test de BARLETT) montre que les variations sont homogènes pendant les douze premières heures d'élongation, hétérogènes au-delà.

de sodium. Les boîtes sont placées dans une enceinte à 14°C, sous un éclairage de 14 h - 10 h obtenu à l'aide de tubes fluorescents (0,8 w.m⁻²)

Les plantes sont observées à intervalle régulier à la loupe binoculaire et fixées pour observations complémentaires, en cours ou en fin d'expérience, dans du formol à 4 % dans l'eau de mer filtrée et neutralisée au borate de sodium. Jusqu'à la lecture des résultats les fixations sont conservées, à l'obscurité, à une température de 4°C. Certains échantillons ont été placés dans le fixateur de CRAFT (acide chromique 1%, 20 cm³; acide acétique 10 %, 10 cm³; formol neutre 4%, 5 cm³; eau distillée 65 cm³) pour la mise en évidence des noyaux par coloration à l'acétocarmine (d'après HOEK et FLINTERMAN, 1968). Les résultats sont établis d'après l'étude de photographies de chacun des apex (Photomicroscope Leitz Orthomat).

RÉSULTATS

A. — Croissance et développement des apex témoins

1. Analyse globale de la croissance.

Des lots de 30 à 50 échantillons répartis en plusieurs séries expérimentales, choisis dans une même touffe épiphyte, sont mis en culture à la même heure. Les lectures sont effectuées toutes les 2 heures 30 à la loupe binoculaire sauf en période obscure. A chaque lecture sont notés l'allongement de l'apex, les mitoses et le niveau d'apparition des ramifications.

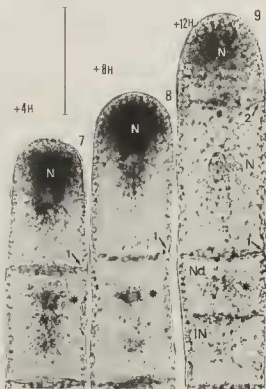
Cette analyse séquentielle du fonctionnement de l'apex montre que la croissance est localisée uniquement au niveau de la cellule apicale. Cette cellule entre en mitose à intervalle régulier : toutes les douze heures en moyenne dans les conditions écologiques où nous avons opéré (Fig. 1). L'allongement est de 11 µm/heure en moyenne (Fig. 2).

Sous réserve de confirmation par une analyse cinématographique, le taux d'allongement de la cellule apicale demeure constant, y compris pendant le déroulement des mitoses, et n'est pas significativement modifié au cours de la période obscure (Fig. 2).

L'analyse statistique montre qu'il existe, au moins pendant les douze premières heures suivant la mise en culture, une synchronisation satisfaisante dans le fonctionnement des apex, et que la longueur de la cellule apicale, au moment de la mise en expérience, est un bon critère d'homogénéisation des lots expérimentaux. Cette observation est confirmée si on considère d'autres marqueurs comme le rythme de division de la cellule apicale et le niveau d'initiation des premières ramifications (Fig. 1).

2. Mode de fonctionnement de l'apex.

Sur la base de cette analyse, nous nous sommes intéressé plus directement au mode de fonctionnement des cellules qui sont à l'origine de l'architecture du filament, à savoir la cellule apicale et la cellule sous-apicale.



Il est possible de relier, comme dans un film, les différentes étapes de la mitose et de la cytologie des deux cellules concernées (Fig. 3 à 9). La cellule apicale en cours de croissance est caractérisée par une masse importante de physodes en position distale, qui masque partiellement le noyau, et une structuration cytoplasmique très nettement polarisée avec une forte vacuolisation à la partie inférieure qui s'accroît au fur et à mesure de l'allongement précédant la mitose (Fig. 5 à 8). Lorsque cette dernière intervient (Fig. 3 à 9), la majorité des physodes reste dans la cellule apicale alors qu'une faible partie migre avec le noyau de la future cellule sous-apicale. Pendant la mise en place de la cloison, l'allongement de la cellule apicale se poursuit et sa structuration polarisée s'accroît encore (Fig. 4 à 6). Il faut noter que ces modifications n'intéressent pas le noyau de cette cellule qui se maintient à une distance constante de l'extrémité distale. La cellule sous-apicale possède sa taille définitive dès sa mise en place (Fig. 4 à 6); son noyau qui a entraîné avec lui une partie des physodes est d'abord l'objet d'une migration en direction de la base du filament (double flèche, Fig. 5 et 6); il prend position à proximité du centre, mais dans la moitié supérieure de la cellule. L'emplacement de la nouvelle cloison est ainsi déterminé. L'ancrage du noyau est assuré par de nombreux trabécules cytoplasmiques qui rayonnent vers la périphérie (Fig. 6). La mitose qui intervient ultérieurement (Fig. 7 à 9) est inégale du fait de la position du noyau et de la répartition hétérogène des physodes. Il en résulte une cellule supérieure à potentialités nodales qui sera à l'origine des ramifications; elle est de plus petite taille et plus riche en physodes (astérisques, Fig. 7 à 9) que la cellule inférieure, à potentialités internodales.

3. Définition de quelques paramètres caractérisant le fonctionnement des cellules apicale et sous-apicale.

Les différentes étapes du fonctionnement des cellules initiales peuvent être quantitativement définies par un certain nombre de paramètres. Avant de les préciser, il convient de souligner deux observations qui résultent de la comparaison des figures 3 à 9 et des mesures effectuées. D'une part, le fait que le taux d'allongement de la cellule apicale est constant, donc la taille de cette dernière est un témoin précis de son stade mitotique. D'autre part, on constate une similitude entre le stade mitotique de la cellule apicale et celui de la cellule sous-apicale (Fig. 7 à 9). Nous disposons ainsi de marqueurs précis permettant de caractériser, avant expérimentation, les cellules concernées. Les paramètres

Fig. 3 à 9. — Représentation séquentielle du fonctionnement de l'apex (temps indiqué en heures à partir de la première observation, flèches 1 et 2, cloisons résultant des divisions successives de la cellule apicale). Fig. 3 à 5 : Mise en place de la cellule sous-apicale. Une partie des physodes migre avec le noyau issu de la mitose de la cellule apicale. L'allongement de cette dernière est ininterrompu. Fig. 6 : Migration et mise en place du noyau de la cellule sous-apicale. Noter les trabécules cytoplasmiques. Fig. 7 à 9 : Mitose de la cellule apicale et de la cellule sous-apicale. Remarquer chez cette dernière l'inégalité de la division directement en rapport avec la mise en place d'une cellule nodale (Nd) et internodale (IN). — Ap. : apicale; S. Ap. : sous-apicale; N : noyau.

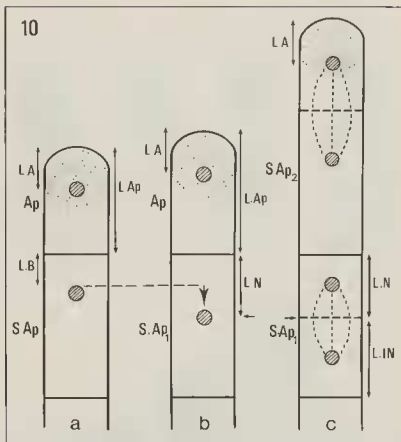


Fig. 10. — Représentation schématique des cellules initiales de l'apex et indication des paramètres permettant de définir leur stade de développement. Fig. 10 a : Mitose récente de la cellule apicale. Fig. 10 b : Migration (flèche) du noyau de la cellule sous-apicale. Fig. 10 c : Mitose de la cellule apicale et de la cellule sous-apicale. Signification des abréviations dans le texte.

les plus intéressants ont été schématisés (Fig. 10) : il s'agit, pour la cellule apicale (Ap), en plus de sa longueur (L. Ap), de la distance entre son noyau et l'extrémité de l'apex (L. A); en ce qui concerne la cellule sous-apicale (S. Ap.), il s'agit de la distance entre la paroi distale et le noyau avant sa migration (L. B.), de la longueur du nœud (L. N.), représentative de la position du noyau après sa migration, de la longueur de l'entre-nœud (L. IN), et du rapport de ces deux dernières longueurs (L. N/ L. IN). Il faut préciser que ces différents paramètres caractérisent une population donnée, placée dans des conditions écologiques stables.

B. — Caractérisation expérimentale des potentialités morphogénétiques des cellules initiales et mise en évidence du rôle des cellules sous-jacentes dans le contrôle de la morphogenèse de la cellule sous-apicale

Les répercussions des différents traumatismes ont été analysés dans d'autres publications (DUCREUX, 1983 a et b) et nous ne donnerons ici que les résultats les plus marquants (Fig. 11).

1. Suppression de la cellule apicale

La cellule sous-apicale reconstitue une cellule apicale, mais les modalités de régénération varient en fonction de l'âge de la cellule sous-apicale (DUCREUX, 1977 b). Si elle provient d'une division récente de la cellule apicale, elle remplace cette dernière (Fig. 11 d) et l'organogenèse de l'axe n'est pas modifiée. Cette réponse est obtenue relativement peu souvent compte tenu de la fragilité, à ce stade, de la paroi distale de la cellule sous-apicale nouvellement formée. Par contre, s'il s'est écoulé quelques heures (4 h en moyenne) depuis la division de la cellule apicale, la segmentation transversale de la cellule sous-apicale, correspondant au cloisonnement normal, est déjà programmé en cellules nodale et internodale. Le traumatisme n'empêche pas la réalisation de cette division, de sorte que la régénération est assurée par une cellule nodale (cf. DUCREUX, 1977 b). Compte tenu des précisions données plus haut, la position du noyau de la cellule sous-apicale au moment du traumatisme est vraisemblablement le facteur déterminant l'un ou l'autre de ces deux types de réponse. La distance L.B ou L.N (Fig. 10) du noyau à la paroi distale au moment du traumatisme permettant de prévoir le comportement de la cellule sous-apicale assurant la régénération.

2. Isolement de la cellule apicale (Fig. 11 c)

Cet isolement obtenu par destruction des cellules sous-jacentes ne modifie ni la direction de croissance, ni l'activité d'ensemble de la cellule apicale. En la comparant avec les apicales d'apex témoins, on note cependant un ralentissement du rythme moyen des divisions et du taux d'allongement pendant les 72 heures suivant le traumatisme. Par la suite, les paramètres caractérisant le fonctionnement normal se rétablissent mais avec une diminution progressive de la taille de la cellule apicale (DUCREUX, 1983 a).

3. Isolement de la cellule sous-apicale (Fig. 11 e)

— Destruction simultanée de l'apicale et des deux cellules sous-jacentes à la cellule sous-apicale.

Les traumatismes ne peuvent être réalisés avec succès que si les cloisons transversales de la cellule sous-apicale sont suffisamment consolidées, c'est-à-dire quelques heures après sa mise en place par la cellule apicale. Dans ces conditions, nous l'avons déjà dit précédemment, la segmentation de la cellule sous-apicale en cellule nodale et internodale est déjà programmée et intervient comme dans le cas des apex témoins. Mais ensuite l'ontogenèse est modifiée. Au terme d'une segmentation complexe, et au bout d'un temps relativement

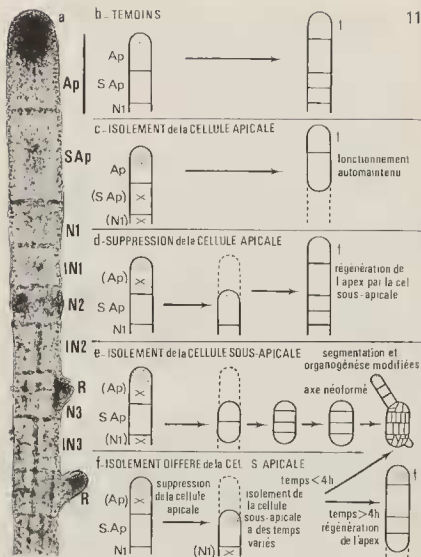


Fig. 11. — Expérimentations réalisées au niveau de l'apex. Fig. 11 a et b : Témoin. Fig. 11 c à f : Différentes réponses obtenues en fonction de la cellule assurant la régénération et des interactions s'exerçant à partir des cellules voisines.

long (une semaine environ), on observe la mise en place d'un axe néoformé en position distale et d'un rhizoïde à l'opposé (DUCREUX, 1983 a).

— Destruction de l'apicale précédant de deux à vingt-quatre heures la des-

truction des deux cellules sous-jacentes (Fig. 11 f). Dans ce cas également, les traumatismes ont été réalisés quelques heures après la mise en place de la cellule sous-apicale.

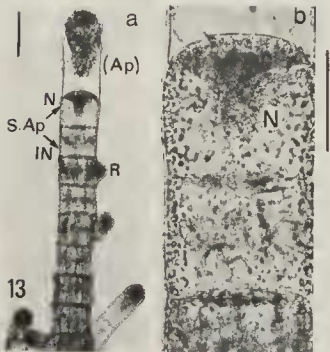
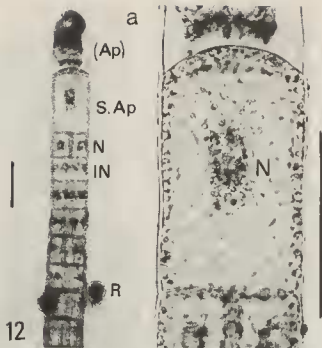
L'expérimentation est réalisée en deux étapes : suppression de la cellule apicale au temps T_0 puis suppression des cellules sous-jacentes à la cellule sous-apicale à des intervalles de temps variables échelonnés de $T_0 + 2$ H à $T_0 + 24$ H. L'analyse des résultats en fin d'expérience (DUCREUX, 1983 b) montre que les cellules sous-apicales maintenues sur le filament plus de 4 heures peuvent modifier leur comportement morphogénétique dans le sens d'un fonctionnement apical (Fig. 11 f). La proportion de cellules sous-apicales présentant ce comportement est d'autant plus importante que le temps de contact avec la portion sous-jacente de l'axe a été plus long.

— Évènements cytologiques intervenant dans la cellule sous-apicale dont l'isolement d'avec les cellules sous-jacentes est différé.

Il faut rappeler d'abord que la suppression de la cellule apicale n'empêche pas la mitose de la cellule sous-apicale, à condition que cette cellule soit suffisamment âgée. La régénération d'une cellule apicale se réalise alors à partir d'une cellule à potentialités habituellement nodales. Si nous nous plaçons dans ces conditions expérimentales, dans les heures qui suivent la suppression de la cellule apicale, on assiste à plusieurs évènements cytologiques (DUCREUX, 1983 b). Les plus marquants concernent la mise en place d'une structuration cytoplasmique polarisée concrétisée par un cône renversé, constitué de trabécules cytoplasmiques rayonnant en un réseau serré à partir du noyau et riches en physodes (Fig. 12 et 13). Une migration du noyau en position plus distale intervient consécutivement à la structuration cytoplasmique, et dès que cette réorganisation est achevée (4 à 6 heures environ après la suppression de la cellule apicale), la régénération de la cellule apicale est induite et intervient même si la cellule sous-apicale est isolée.

DISCUSSION

L'apex de *Sphacelaria* est un matériel particulièrement intéressant pour des études de morphogénèse au niveau cellulaire compte tenu de la grande taille des cellules initiales dont le mode de fonctionnement est strictement déterminé. L'analyse séquentielle de la croissance de l'apex a permis de mettre en évidence certains des éléments déterminants de la morphogénèse de la cellule apicale et de la cellule sous-apicale. Dans le même temps, nous avons pu définir des paramètres permettant de caractériser les principales étapes. Il est donc possible de disposer, pour l'expérimentation, d'un matériel standardisé, à condition de prélever les échantillons dans une même population, (plus précisément une même touffe épiphyte). Avec cette précaution on peut disposer d'un matériel génétiquement homogène, voire appartenant à un même clone, et pallier la variabilité liée au prélèvement dans la nature. Il convient également d'opérer dans des conditions écologiques strictement contrôlées; la croissance et la



ramification des axes de *Sphacelaria* sont très sensibles à l'action des facteurs externes. La température et l'intensité lumineuse jouent un rôle déterminant en contrôlant respectivement le rythme de division et la vitesse de croissance. Cette sensibilité aux conditions écologiques est une des difficultés auxquelles se sont heurtés les taxonomistes du genre pour la définition de certaines espèces polymorphes, comme *Sphacelaria cirrosa* en particulier (GOODBAND, 1971; PRUD'HOMME VAN REINE, 1982). Le premier auteur a clairement montré que l'intensité lumineuse influence la variation de taille de la cellule apicale et que la recherche de critères taxonomiques valables passe par une analyse statistique des différents échantillons. Les études que nous avons réalisées montrent cependant que lorsque les conditions de milieu sont contrôlées, les paramètres caractérisant le fonctionnement des cellules initiales de l'apex sont suffisamment stables pour servir de référence pour des investigations expérimentales. D'autres travaux conduits sur les algues (*Pleonosporium squarrulosum* (Harvey) Abbott, MURRAY et DIXON, 1975) ou les Bryophytes (protonema de *Ceratodon purpureus* Brid., BRIERE et al, 1979) ont montré que les facteurs externes modulent la croissance et le développement des systèmes filamenteux. Ces résultats sont confirmés par des analyses quantitatives qui ont mis en évidence des relations entre l'allongement et le rythme mitotique des cellules initiales (LUCK et LUCK, 1980; BRIERE, 1981; JENSEN, 1981). Enfin il convient de ne pas négliger le contrôle exercé par les influences corrélatives s'exerçant à partir des autres portions du thalle (DUCREUX, 1975 et 1977 b; GAILLARD et L'HARDY-HALOS, 1979) dont certaines pourraient relever d'une activité hormonale (LIBBERT et JAHNKE, 1965; MOSS, 1966; DWO-RETZKY et al., 1980).

Des recherches plus nombreuses ont été consacrées à la caractérisation cytologique des cellules initiales, y compris au niveau ultrastructurale, que ce soit chez les Algues (*Zonaria farlowii* Setch et Gardii, NEUSHUL et DAHL, 1972; *Chara vulgaris* L., DUCREUX, 1979), les Bryophytes (HÉBANT, 1974; SCHMIEDEL et SCHNEPF, 1980; SCHNEPF, 1981) ou les Ptérydophytes (SOSSOUNTZOV, 1976). Dans tous les cas a été mise en évidence une organisation polarisée très marquée se traduisant, au niveau cytologique, par des inégalités de répartition des organites cytoplasmiques, et, au plan fonctionnel, par des mitoses dissymétriques. En ce qui concerne *Sphacelaria*, les analyses de l'ultrastructure de la cellule apicale n'ont pas été conduites en liaison avec son mode de fonctionnement mais elles confirment la structuration polarisée (BISALPUTRA et BISALPUTRA, 1969; PRUD'HOMME VAN REINE et STAR, 1981). L'accumulation de physodes demeure un des faits marquants. En dépit d'études cytologiques récentes (PELLEGRINI, 1980), leur rôle dans le métabolisme cellulaire reste encore énigmatique. On doit cependant remarquer

Fig. 12 et 13. Modifications intervenant au niveau de la cellule sous-apicale assurant la régénération après suppression de la cellule apicale. Fig. 12 : État immédiatement après le traumatisme (a : vue d'ensemble; b : détail). Fig. 13 : État 12 heures après le traumatisme. Noter la formation du cône enrichi en physodes en position distale.

qu'ils sont particulièrement abondants dans les cellules initiales des Phéophycées. Rappelons à ce propos que lors de la division inégale de la cellule sous-apicale chez *Sphacelaria*, celle qui devient nodale, donc à l'origine des ramifications, c'est-à-dire de nouvelles initiales, est celle qui en conserve le plus. On peut se demander si leur abondance remarquable dans la cellule apicale de *Sphacelaria* est à mettre en liaison avec le fait que l'allongement intervient au niveau de cette seule cellule.

Les avantages expérimentaux évidents présentés par les systèmes filamenteux ont été relativement peu exploités pour l'étude des potentialités de régénération des cellules initiales plus ou moins complètement soustraites à l'influence des cellules voisines. Les principaux résultats concernant l'effet de la suppression de la cellule apicale (KONRAD-HAWKINS, 1968; DUCREUX, 1977 b) ont montré la possibilité d'induire le fonctionnement apical au niveau d'une autre cellule, à condition qu'elle soit proche de l'apex et surtout qu'elle reste reliée au thalle. En effet, lorsque les cellules sont isolées, on constate généralement une modification de leur comportement morphogénétique et, plus précisément, un changement des modalités de cloisonnements qui rappellent celles des premiers stades du développement (KONRAD-HAWKINS, 1968; ITO, 1962).

L'expérimentation systématique que nous avons menée au niveau des cellules initiales isolées de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* apporte des informations nouvelles (DUCREUX, 1977 b, 1983 a). Ainsi, la cellule apicale isolée conserve, au moins au stade où nous avons opéré, un fonctionnement auto-entretenu, tandis que la cellule sous-apicale manifeste un comportement morphogénétique plus complexe. Suivant le traitement expérimental, celle-ci tégénère une cellule apicale ou présente une segmentation modifiée. Ces réponses morphogénétiques diffèrent toutes les deux de l'organogenèse réalisée chez les apex témoins. Deux modifications cytologiques importantes sont induites ou non suivant l'expérimentation et la morphogenèse obtenue : une structuration cytoplasmique polarisée et, consécutivement, un déplacement du noyau (déjà remarqué par ZIMMERMANN, 1923). Ce sont les premiers événements d'une mitose asymétrique et polarisée, caractéristique des cellules apicales fonctionnelles (NEUSHUL et DAHL, 1972; DUCREUX, 1979; SCHMIEDEL et SCHNEPF, 1980).

Des travaux récents réalisés chez le caulonema des Bryophytes (SCHMIEDEL, REISS et SCHNEPF, 1981) et sur la phase filamenteuse du prothalle de Fougère (MINEYUKI et FURUYA, 1980) ont montré l'importance de la localisation du noyau et du maintien de sa position, de même que les conséquences de son déplacement sur la morphogenèse de la cellule concernée. D'une part, des analyses ultrastructurales ont révélé l'existence, au niveau de l'apex, d'associations étroites entre le noyau en interphase et des complexes membranes-microtubules. D'autre part, des centrifugations ménagées, appliquées en particulier à certains stades de la mitose (DUCREUX, 1975; MINEYUKI et FURUYA, 1980) modifient la morphogenèse des cellules filles. Ces résultats permettent de penser que le cytosquelette et l'arrangement des microtubules, jouent un rôle déterminant dans la structuration fonctionnelle de la cellule apicale ou des cellules assurant sa régénération.

Une réponse devrait être donnée par une étude séquentielle de la mise en place ou de la réorganisation du cytosquelette en liaison avec le programme morphogénétique élaboré. Des travaux sont effectués dans ce sens chez *Acetabularia* (ZIMMER et WERZ, 1981; PUISEUX-DAO, 1981, 1982; DAZY, HOURSANGOU-NEUBRUN et SAURON, 1981) en associant l'action de l'éclairement (passage lumière-obscurité) ou d'inhibiteurs du cytosquelette (cytochalasine B, cycloheximide) à des techniques cytochimiques, en vue d'aborder l'étude séquentielle des événements reliant la reprise d'activité, les mouvements cytoplasmiques, le cytosquelette et la morphogénèse.

Le modèle dont nous disposons permet également cette approche mais sous un angle différent dans la mesure où ces phénomènes peuvent être analysés *in situ* dans un filament. Ceci devrait permettre d'apporter des informations nouvelles sur la nature et le mécanisme d'action des influences inter-cellulaires au niveau d'un organisme intégré.

REMERCIEMENTS

Ces travaux ont été réalisés en partie à la Station Biologique de Roscoff (29 N, F). Ils ont bénéficié de la collaboration technique de Mme WOLFERSBERGER.

BIBLIOGRAPHIE

- BISALPUTRA, T. et BISALPUTRA, A., 1969 — The ultrastructure of a brown alga *Sphacelaria* sp. I. Plastid DNA configuration, the chloroplast genophore. *J. Ultrastruct. Res.* 29 : 151-170.
- BRIERE, C., BUIS, R. et LARPENT, J.P., 1979 — Cellular growth and cellular division in relation to age and illumination in the protonema of *Ceratodon purpureus* Brid. *Z. Pflanzenphysiol.* 95 : 315-322.
- BRIERE, C., 1981 — Grandissement et division cellulaire chez le protonema de *Ceratodon purpureus* Brid. (Bryales). *C. R. Acad. Sc. Paris* 292 : 1183-1186.
- CHADEFAUD, M., 1952 — La leçon des algues. *In colloque C.N.R.S. : évolution et phylogénie chez les végétaux.* *Ann. Biol.* 28 : 9-25.
- DAZY, A.C., HOURSANGOU-NEUBRUN, D. et SAURON, M.E., 1981 — Evidence for action in the marine alga *Acetabularia mediterranea*. *Biol. Cell.* 41 : 235-238.
- DUCREUX, G., 1975 — Corrélations et morphogénèse chez *Chara vulgaris* L. cultivé *in vitro*. *Rev. Gén. Bot.* 82 : 215-357.
- DUCREUX, G., 1977 a — Aspects cytologiques de la dynamique de division des cellules de l'apex de *Chara vulgaris* L. cultivé *in vitro*. *Rev. Cyt. Biol. Vég.* 40 : 47-64.
- DUCREUX, G., 1977 b — Étude expérimentale des corrélations et des possibilités de régénération au niveau de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* Agardh. *Ann. Sci. Nat. Bot.* 18 : 163-184.
- DUCREUX, G., 1979 — Fonctionnement de l'apex et ontogénèse : essai d'analyse ultrastructurale chez *Chara vulgaris* L. *Rev. Algol. N.S.* 14 : 49-62.

- DUCREUX, G., 1983 a — Isolement expérimental des cellules terminales de l'apex de *Sphacelaria cirrosa* C. Agardh (Sphacelariales, Phéophycées) et analyse comparée de leurs potentialités morphogénétiques. *Phycologia* (sous presse).
- DUCREUX, G., 1983 b — Experimental modification of the morphogenetic behaviour of the isolated sub-apical cell of the apex of *Sphacelaria cirrosa* (Roth) C. Agardh. (Sphacelariales, Phaeophyceae). (soumis pour publication).
- DWORETZKY, B., KLEIN, R. et COOK, P., 1980 — Effect of growth substances on «apical dominance» in *Sphacelaria furcigera* (Phaeophyta). *J. Phycol.* 16 : 239-242.
- GAILLARD, J. et L'HARDY-HALOS, M. Th., 1979 — Corrélations de croissance chez le *Dictyota dichotoma* (Huds.) Lamouroux (Phéophycée, Dictyotale) : contrôles mutuels de l'apex et de la base du thalle au cours du développement des gamétophytes juvéniles. *Rev. Alg.* 14 : 149-162.
- GOODBANDS, S.J., 1971 — The taxonomy of *Sphacelaria cirrosa* (Roth.) Ag., *Sphacelaria fusca* (Huds.) Ag., and *Sphacelaria furcigera* (Kütz.) Sauv. A simple statistical approach. *Ann. Bot.* 35 : 957-980.
- HÉBANT, C., 1974 — Studies on the development of the conducting tissue system in the gametophytes of some Polytrichales. II - Development and structure at maturity of the hydroides of the central strand. *J. Hattori Bot. Lab.* 38 : 565-607.
- HOEK, C. Van den et FLINTERMAN, A., 1968 — The life history of *Sphacelaria furcigera* Kütz. *Blumea* 16 : 193-242.
- ITO, M., 1962 — Studies on the differentiation of the fern gametophytes. I - Regeneration of single cells isolated from cordate gametophytes of *Pteris vittata*. *Bot. Mag.* 75 : 19-27.
- JENSEN, I.C.W., 1981 — Division growth and branch formation in protonema of the moss *Physcomitrium turbinatum* : studies of sequential cytological changes in living cells. *Protoplasma* 107 : 301-317.
- KONRAD-HAWKINS, E., 1968 — Induction of cell differentiation in dissociated cells and fragments of *Callithamnion roseum*. *Am. J. Bot.* 55 : 255-264.
- LIBBERT, E. et JAHNKE, E., 1965 — Untersuchungen über die Apikal dominanz bei *Chara* arten sowie ihre Beeinflussbarkeit durch Auxin (Indoleessigsäure) und Antiauxin (p-chlorophenoxyisobuttersäure). *Biol. Zentralbl.* 84 : 25-41.
- LUCK, J. et LUCK, M., 1980 — Croissance différentielle et modèles de ramifications. *Bull. Soc. Bot. Fr.* 127 : 53-58.
- MINEYUKI, Y. et FURUYA, M., 1980 — Effect of centrifugation on the development and timing of premitotic positioning of the nucleus in *Adiantum* protonemata. *Develop. Growth and Differ.* 22 : 867-874.
- MOSS, B., 1966 — Polarity and apical dominance in *Fucus vesiculosus*. *Br. Phycol. Bull.* 3 : 31-35.
- MURRAY, S. et DIXON, P., 1975 — The effects of light intensity and light period on the development of thallus form in the marine red alga *Pleonosporium squarrulosum* (Harvey) Abbott (Rhodophyta : Ceramiales). II - Cell enlargement. *J. Exp. mar. Biol. Ecol.* 19 : 165-176.
- NEUSHUL, M. et DAHL, A.L., 1972 — Zonation in the apical cell of *Zonaria*. *Am. J. Bot.* 59 : 393-400.
- PELLEGRINI, I., 1980 — Cytological studies on physodes in the vegetative cells of *Cystoseira stricta* Sauvageau (Phaeophyta, Fucales). *J. Cell. Sci.* 41 : 209-231.
- PRUD'HOMME VAN REINE, W.T. et STAR, W., 1981 — Transmission electron microscopy of apical cells of *Sphacelaria* sp. (Sphacelariales, Phaeophyceae). *Blumea* 27 : 523-546.
- PRUD'HOMME VAN REINE, W.T., 1982 — A taxonomic revision of the European Sphace-

- lariales, Phaeophyceae). Thesis. Leiden University Press.
- PUISEUX-DAO, S., 1981 — Cell cycle events in unicellular algae. *In* : Phycological bases of phytoplankton, ecology. Trevor Platt (Ed.). *Can. Bull. Fish. Aquat. Sci.* 210 : 130-149.
- PUISEUX-DAO, S., 1982 — Environmental signals and rhythms on the order of hours : role of cellular membranes, compartments and the cytoskeleton. *In* : Cell cycle clocks, Edmunds L. (Ed.), Dekker and Inc., New York (sous presse).
- SAUVAGEAU, C., 1900 — Remarques sur les Sphacelariacées. *J. Bot.* 14 : 211-234, 247-259 et 304-322.
- SAUVAGEAU, C., 1901 — *Id.*, *J. Bot.* 15 : 22-36, 51-62, 95-116, 137-149, 222-255, 368-380 et 408-418.
- SAUVAGEAU, C., 1902 — *Id.* *J. Bot.* 16 : 325-249 et 379-416.
- SAUVAGEAU, C., 1903 — *Id.*, *J. Bot.*, 17 : 45-56, 69-95, 333-353 et 378-422.
- SAUVAGEAU, C., 1904 — *Id.*, *J. Bot.* 18 : 89-104.
- SCHMIEDEL, G. et SCHNEPF, E., 1980 — Polarity and growth of caulonema tip cells of the moss *Funaria hygrometrica*. *Planta* 147 : 405-413.
- SCHMIEDEL, G., REISS, M. et SCHNEPF, E., 1981 — Associations between membranes and microtubules during mitosis and cytokinesis in caulonema tip cells of the moss *Funaria hygrometrica*. *Protoplasma* 108 : 173-190.
- SCHNEPF, E., 1981 — Polarity and gradients in tip growing plant cells. *In* : International Cell Biology 1980-81. Schweiger H.G. (Edit.) 483-488. Berlin, Heidelberg, New York. Springer.
- SOSSOUNTZOV, L., 1976 — Infrastructure comparée de l'apex de bourgeons en activité et de bourgeons au repos chez une fougère : *Marsilea drumondii* A. Br. *La cellule* 71 : 275-307.
- ZIMMER, B. et WERZ, G., 1981 — Cytoskeletal elements and their involvement in *Polyphysa* (*Acetabularia*) protoplast differentiation. *Exp. Cell. Res.* 131 : 105-113.
- ZIMMERMANN, W., 1923 — Zytologische Untersuchungen an *Sphacelaria fusca* Ag. *In* *Beitrag zur Entwicklungsphysiologie der Zell.* *Z. Bot.* 15 : 113-175.